NaCl 与干旱双重胁迫下黑果枸杞幼苗对外源水杨酸的生理响应

马永慧 [1]，李永洁 [2]，李 进[1*]

（1. 新疆特殊环境物种保护与调控生物学实验室，干旱区植物逆境生物学实验室，新疆师范大学 生命科学学院，乌鲁木齐 830054；2. 乌鲁木齐市第八十中学，乌鲁木齐 830000）

摘要：干旱、盐分已成为限制植物生长发育的主要因子，在干旱与 NaCl 双重胁迫下植物的生长发育受到一定影响。为了探究黑果枸杞（*Lycium ruthenicum*）对盐旱逆境的适应性，该文采用盆栽试验，研究 NaCl 与干旱胁迫共同作用对其幼苗生长的影响，并观察盐旱逆境下黑果枸杞幼苗对外源水杨酸的生理响应，探究提高 NaCl 与干旱胁迫下黑果枸杞幼苗的存活率。结果表明：外源水杨酸（0.1、0.5 mmol·L^{-1}）处理下，黑果枸杞叶内可溶性糖、可溶性蛋白和脯氨酸（Pro）含量有所增加，而丙二醛（MDA）含量显著降低（$P<0.05$），过氧化氢酶（CAT）、过氧化物酶（POD）和超氧化物歧化酶（SOD）活性上升，且 0.5 mmol·L^{-1} 水杨酸处理效果优于 0.1 mmol·L^{-1} 处理。综上结果可知，黑果枸杞对于轻度盐旱胁迫具有一定的适应能力，适宜浓度水杨酸可提高盐旱逆境中黑果枸杞叶内渗透调节物质含量及抗氧化酶活性，为进一步了解盐旱双重胁迫下黑果枸杞幼苗的生长发育提供相关理论依据。

关键词：黑果枸杞，盐旱胁迫，水杨酸，生理，抗逆性

中图分类号：Q945　　　　　　**文献标识码：** A

Physiological responses of *Lycium ruthenicum* seedlings on exogenous salicylic acid under the salt-drought mixed stress

MA Yonghui[1], LI Yongjie[2], LI Jin[1*]

(1. *Xinjiang Key Laboratory of Special Species Conversation and Regulatory*, *Key Laboratory of Plant Stress Biology in Arid Land*, *College of Life Sciences*, *Xinjiang Normal University*, Urumqi 830054; 2. *Urumqi 80th Middle School*, Urumqi 830000)

Abstract: Under drought and NaCl stresses, the plant growth and development are affected significantly. In this study, to reveal the adaptability of *Lycium ruthenicum* to salt-drought stresses, the paper used pot culture test method to study the effects of salt and simulated drought interaction experiments on seedling growth, and observe the physiological responses by spraying different concentrations of salicylic acid that improve the survival rate of *L. ruthenicum* seedlings under salt-drought stress. The results showed that were significantly increased from control in the contents of soluble sugar, soluble protein and proline(Pro) of *L. ruthenicum* treated with exogenous SA under intercross salt-drought stress in the leaves, the malondialdehyede(MDA) content decreased($P<0.05$), whereas increased the activities of catalase(CAT), peroxidase(POD), and superoxide(SOD), among all concentrations, 0.5 mmol·L^{-1} SA treatment had better effect than 0.1 mmol·L^{-1} SA. To sum up, *L. ruthenicum* have a certain ability to adapt mild intercross of salt and drought, moderate concentrations of SA could improve the osmotic regulatory substances and antioxidant enzymes activities in the leaves under salt-drought environment. The study results can provide the theoretical bases for deeply understanding the growing of *L. ruthenicum* under

基金项目：新疆维吾尔自治区自然科学基金（2014211A041）［Supported by the Natural Science Foundation of Xinjiang Uygur Autonomous Region（22014211A041）］。

作者简介：马永慧(1997-)，硕士研究生，研究方向为植物逆境生理研究，(Email)425927013@qq.com。

*通信作者：李进，博士，教授，主要从事植物资源与逆境研究，（Email)xjcjlj4@xjnu.edu.cn。

different stresses.
Keywords: *Lycium ruthenicum*, salt-drought, salicylic acid, physiology, stress resistance

黑果枸杞（*Lycium ruthenicum*）为茄科（Solanaceae）枸杞属（*Lycium* L.）多年生灌木，广泛分布于我国西北地区，由于其对环境适应性较强，多生长在干旱与盐胁迫交叉环境。近年来，黑果枸杞作为水土保持植物广泛种植（罗君等，2017），目前野生黑果枸杞是原花青素含量最高的天然野生果实，其果实富含花色苷、总黄酮、多糖等物质，具有降血脂、抗氧化作用（李进等，2010），是最有效的天然抗氧化剂，被誉为"软黄金"，其价值极高，并已有相关提取工艺报道，黑果枸杞资源已经显示出一定的市场潜力。只是黑果枸杞所生长环境受到胁迫的因子也越来越多，尤其盐和旱逆境较为严重（Chen et al., 2017; 李捷等，2019），因此有关抗旱耐盐碱生理生化单方面较多（王恩军等，2014；郭有燕等，2017），该文探究 NaCl 与干旱双重胁迫下对黑果枸杞幼苗生理生化的影响，提高双重逆境胁迫下黑果枸杞幼苗的存活率。

盐、旱等逆境引起的渗透胁迫对植物的生长发育影响较大，通过前期试验可知，干旱与盐胁迫对黑果枸杞种子萌发有一定影响，NaCl 与干旱胁迫对黑果枸杞种子的发芽率、发芽势、发芽指数、相对根长等均有不同程度的抑制作用。研究发现，外源水杨酸的处理可减轻 NaCl 与干旱胁迫对种子萌发的抑制作用，表现为加快种子萌发速率及提高种子活力等（李永洁等，2014）。

水杨酸（salicylic acid, SA），即邻羟基苯甲酸，是一类简单的酚类化合物，作为信号分子调控植物体内生理代谢过程（Aror et al., 2002; Tiwari et al., 2020），目前在植物耐盐、干旱、低温、病害等逆境胁迫中具有重要作用（曹艳玲等，2017；付乃鑫等，2019）。现研究外源水杨酸在提高植物耐盐性（郝转，2019）、耐旱（可静等，2016）以及调控气孔开度（可静等，2017）均体现出良好的抗逆性。该研究以水杨酸为外源调控物质，主要探究外源水杨酸下黑果枸杞对盐旱交叉胁迫的生理响应，相关探索并不多，因此相关研究有一定的学术意义，明确外源水杨酸是否缓解盐旱双重胁迫下黑果枸杞幼苗的生理伤害，以期探索盐旱胁迫下黑果枸杞幼苗对外源水杨酸的生理响应，为该资源植物在盐化、干旱土地上的人工种植及植被恢复提供理论依据和技术支持。

1 材料与方法

1.1 供试材料

黑果枸杞为试验材料种子于 2018 年采自新疆博湖县开都河流域，博湖县位于干旱绿洲区，气候干燥、降水稀少，开都河流域地处中欧内陆荒漠，属暖温带典型荒漠气候，研究区植被多为灌木荒漠、多汁木本盐柴类荒漠、芨芨草丛等旱生植物为主。材料培育于新疆特殊环境物种保护与调控生物学实验室。

1.2 试验设计

将种子置于 40 ℃水浴锅预种 48 h，解除种子休眠。预种后采用次氯酸钠溶液进行消毒处理，选择饱满、大小一致的干净种子，播入塑料盆中，每个盆内有烘干土壤 1 kg，1.23 g cm^{-3} 土壤容量，田间持水量为 20.16%。

将盆栽均放在同一自然环境下萌发、生长。采取不进行浇水处理直至土壤水分自然消耗，达到设定标准后，干旱胁迫开始。采用水分梯度划分进行干旱胁迫处理，设为 3 个水平：对照（CK）RWC 85%~90%、轻度干旱胁迫（D_1）RWC 60%～65% 、重度干旱胁迫（D_2）RWC 20%～25% (Hsiao et al., 1973)；NaCl 浓度设定为对照 0 mmol L^{-1}（CK 即清水）、轻度 NaCl 胁迫(T_1, 100 mmol L^{-1})、重度 NaCl 胁迫(T_2, 400 mmol L^{-1})；因此试验共设置五个胁迫处理：CK（无 NaCl 无干旱处理）、T_1D_1（轻度胁迫）、T_1D_2（轻盐重旱）、T_2D_1（重盐轻旱）、T_2D_2（重度胁迫）。采用分析纯的水杨酸溶液，浓度设定为 0、0.1、0.5 mmol L^{-1}，共 15 个

处理，每个处理 3 次重复。

采用根部灌注的方法添加水杨酸，灌施水杨酸时先向根部灌注 NaCl 溶液，并设置对照组浓度为 0 mmol·L^{-1} 的水杨酸即清水。灌注 NaCl 溶液后，进行干旱胁迫处理，根据梯度设计，不浇水直至达到设定标准，即干旱胁迫开始。于干旱胁迫处理开始后的第 1、3、5 天进行外源水杨酸处理，每天晚上 20:00 向根部灌施 20 mL 水杨酸溶液，每天记录每盆的质量，使用电子天平称重并补差， 维持各盆的土壤水分含量，胁迫周期为 28 d（可静等，2016）。

黑果枸杞生境多为盐碱地，时常也有干旱发生，黑果枸杞生长遭受干旱与盐分两方面的胁迫，探究交叉胁迫对黑果枸杞生理生化的影响，研究不同程度的非生物胁迫下黑果枸杞通过调节自身抗氧化系统从而提高抗逆性，外源施加水杨酸溶液，缓解不同程度的 NaCl 与干旱胁迫对黑果枸杞幼苗所造成的伤害。

表 1 外源水杨酸喷施处理及盐旱交叉胁迫实验设计

Table 1 Experimental design of exogenous salicylic acid on salt-drought intercross stress

盐旱胁迫处理 Salt-drought stress	水杨酸浓度 Salicylic acid concentrations (mmol·L^{-1})		
	0	0.1	0.5
CK	CK	CK + 0.1 mmol·L^{-1}	CK + 0.5 mmol·L^{-1}
T_1D_1	T_1D_1	T_1D_1 + 0.1 mmol·L^{-1}	T_1D_1 + 0.5 mmol·L^{-1}
T_1D_2	T_1D_2	T_1D_2 + 0.1 mmol·L^{-1}	T_1D_2 + 0.5 mmol·L^{-1}
T_2D_1	T_2D_1	T_2D_1 + 0.1 mmol·L^{-1}	T_2D_1 + 0.5 mmol·L^{-1}
T_2D_2	T_2D_2	T_2D_2 + 0.1 mmol·L^{-1}	T_2D_2 + 0.5 mmol·L^{-1}

1.3 指标测定

NaCl 与干旱交叉胁迫处理第 28 d 采集黑果枸杞幼苗顶部完全展开的功能叶测定可溶性糖、可溶性蛋白、游离脯氨酸（Pro）、丙二醛（MDA）含量以及抗氧化酶（CAT、POD、SOD）的活性。采用蒽酮比色法测定可溶性糖含量（王学奎，2000），采用考马斯亮蓝法测定可溶性蛋白含量（Bradford，1976），采用酸性茚三酮比色法测定游离脯氨酸含量（高俊凤，2006），采用试剂盒（南京建成生物工程研究所）测定 MDA 含量及抗氧化酶活性。

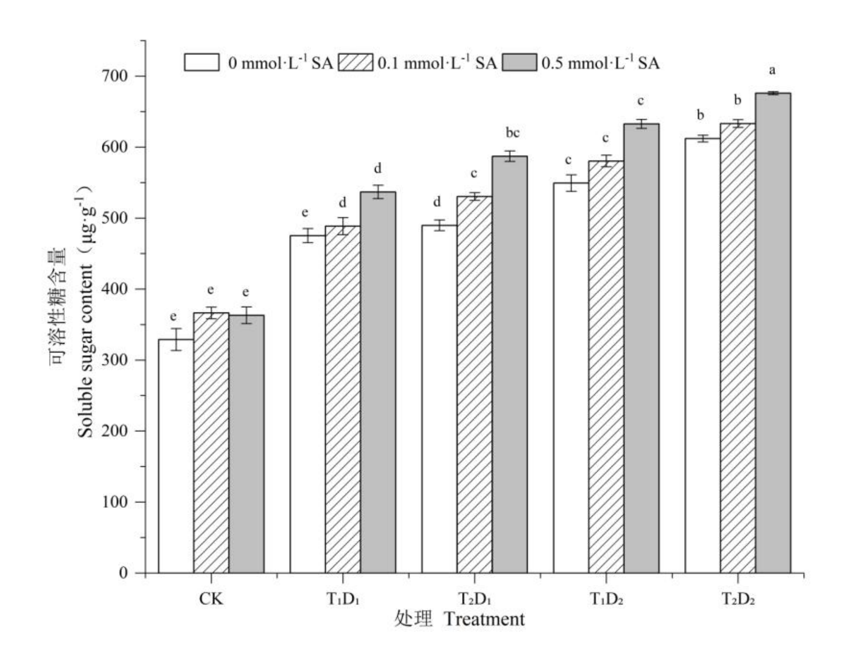
1.4 数据处理与分析

实验数据均使用 Microsoft Office Excel 进行计算整理，采用 SPSS 22.0 进行统计分析，不同胁迫间进行 One Way ANOVA 和 Duncan 多重比较（P<0.05）以及相关性分析，Origin 2019 制图，Word 2013 制表。

2 结果与分析

2.1 外源水杨酸对盐旱交叉胁迫下黑果枸杞叶片可溶性糖含量的影响

由图 1 可知，随着盐旱交叉胁迫程度的增加，各处理下黑果枸杞叶片的可溶性糖含量均呈现增加趋势，表现为蒸馏水(CK)处理< 0.1 mmol·L^{-1} 水杨酸处理< 0.5 mmol·L^{-1} 水杨酸处理。由此看出，外源水杨酸处理可诱导增加盐旱交叉胁迫下黑果枸杞叶片可溶性糖含量，NaCl 与干旱重度交叉胁迫下，且喷施浓度 0.5 mmol·L^{-1} 外源水杨酸的可溶性糖含量结果最显著（P<0.05），说明可溶性糖含量对 NaCl 与干旱胁迫反应敏感，可作为判别植物抗性能力的一个指标，还说明外源水杨酸促进黑果枸杞叶片可溶性糖积累是应对盐旱双重胁迫的对策之一，可溶性糖含量对缓解盐旱协同毒害具有重要意义。对盐旱和 SA 处理进行双因素方差分析可知，盐旱处理、SA 处理及二者互作对可溶性糖含量都有显著影响（P<0.05），且盐旱胁迫及 SA×盐旱下呈现极显著影响（P<0.001）， 如表 2。



各柱形上不同小写字母表示显著差异（P＜0.05）。下同。

Different letters indicate significant differences among treatments(P＜0.05). The same below.

图 1 外源水杨酸对盐旱交叉胁迫下黑果枸杞可溶性糖含量的影响

Fig.1 Effects of exogenous SA on the soluble sugar content of *Lycium ruthenicum* under salt-drought intercross stress

表 2 外源 SA 处理、盐旱交叉胁迫处理及二者互作对黑果枸杞抗性相关物质含量和酶活性影响的方差分析

Table 2 ANOVA (*F* values) of exogenous SA, salt-drought intercross stress and their interactions effects on contents of resistance-related substances and enzyme activities in *Lycium ruthenicum*

指标 Indicator	盐旱胁迫 Salt-drought stress	外源水杨酸 SA	盐旱胁迫 × 水杨酸 Salt-drought stress ×SA
可溶性糖含量 Soluble sugar content	300.62***	8.757*	7.989***
可溶性蛋白含量 Soluble protein content	79.98***	1.904	8.275***
脯氨酸含量 Proline content	60.82***	0.54	2.627*
丙二醛含量 MDA content	74.29***	14.937**	2.169
过氧化氢酶活性 CAT activity	222.65***	1.517	55.824***
过氧化物酶活性 POD activity	128.05***	1.484	4.795**
超氧化物酶活性 SOD activity	20.66***	1.735	0.554

注：***、**和*分别表示在 0.001，0.01 和 0.05 水平上显著。

Note: ***, ** and * indicate significant differences at 0.001, 0.01, 0.05 levels, respectively.

2.2 外源水杨酸对盐旱交叉胁迫下黑果枸杞叶片可溶性蛋白含量的影响

由图 2 可以看出，NaCl 与干旱交叉胁迫 28 d，随着胁迫程度的加深各处理组黑果枸杞叶片可溶性蛋白含量较 CK 呈现先增后减的趋势，分别增加了 47.6%、51.4%、61.7%、44.1%，在重度胁迫下其含量最低，说明轻度交叉胁迫下黑果枸杞内合成新的可溶性蛋白以增强抗逆性。外源施用 SA 增加了黑果枸杞 NaCl 与干旱胁迫下的可溶性蛋白含量，外源施用 0.1、0.5 mmol ·L^{-1} SA 可溶性蛋白含量较 CK 处理显著增加（P＜0.05），增幅分别为 34.6%/41.3%、62.0%/72.8%、74.7%/89.4%、49.5%/50.1%，重度胁迫（T_2D_2）下黑果枸杞叶片可溶性蛋白含量大幅下降，外源水杨酸对 NaCl 与干旱胁迫下黑果枸杞叶片的抗盐耐旱性具有一定积极作用，外源施用 0.5 mmol ·L^{-1} 水杨酸处理促进可溶性蛋白积累的效果最优。双因素方差分析盐旱交叉胁迫、SA×盐旱胁迫对可溶性蛋白含量都有极显著现象，而单独 SA 处理对可溶性蛋白含量没有影响（表 2）。

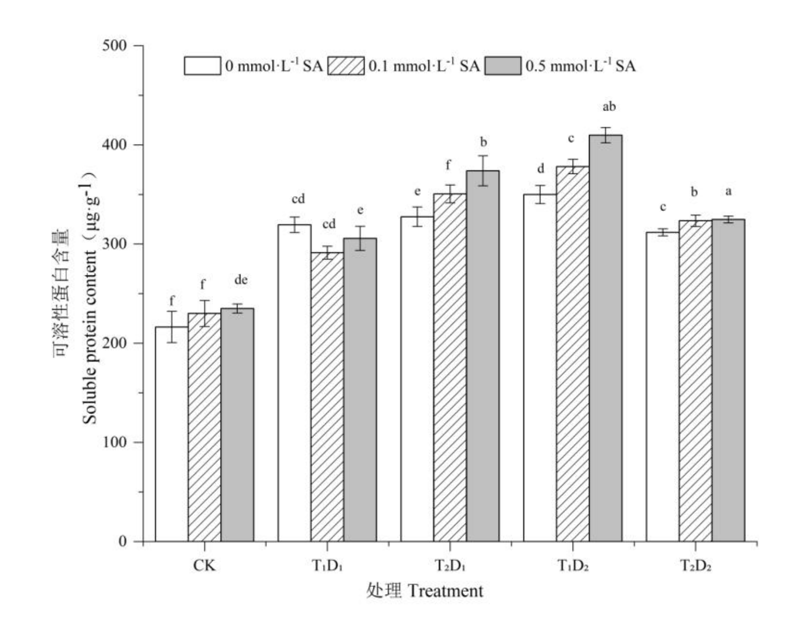


图 2 外源水杨酸对盐旱交叉胁迫下黑果枸杞可溶性蛋白含量的影响

Fig.2 Effects of exogenous SA on the soluble protein content of *Lycium ruthenicum* under salt-drought intercross stress

2.3 外源水杨酸对盐旱交叉胁迫下黑果枸杞叶片游离脯氨酸含量的影响

由图 3 可知，随着胁迫程度的加深各处理组黑果枸杞叶片脯氨酸含量较 CK 呈现显著增加趋势，分别增加了 20.9%、44.1%、48.8%、77.1%（P＜0.05），NaCl 与干旱胁迫处理下外源施用水杨酸可有效促进脯氨酸含量的积累，0.1、0.5 mmol ·L^{-1} SA 处理下黑果枸杞脯氨酸含量较 CK 有所增加，增幅分别为 27.2%/29.0%、50.8%/65.7%、68.4%/74.8%、88.7%/96.6%。这说明在一定范围内，NaCl 与干旱交叉胁迫程度的加深从而脯氨酸的积累就越明显，外源施用适宜浓度 SA 可促进黑果枸杞叶片脯氨酸的积累，尤以 0.5 mmol ·L^{-1} 水杨酸喷施下脯氨酸增幅最大。双因素方差分析显示，NaCl 与干旱交叉胁迫对脯氨酸含量有极显著影响，SA×盐旱胁迫对其有显著影响（P＜0.05），但单独外源施用 SA 对其没有影响。

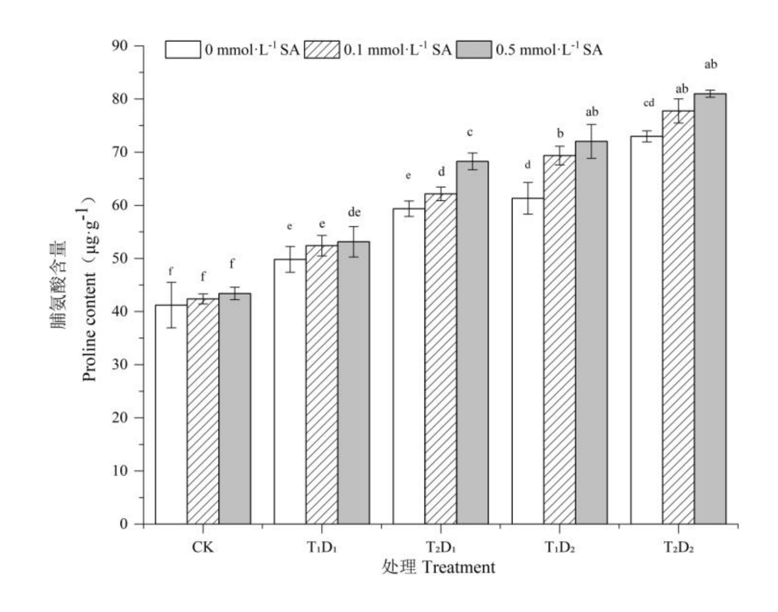


图 3 外源水杨酸对盐旱交叉胁迫下黑果枸杞游离脯氨酸含量的影响

Fig.3 Effects of exogenous SA on the proline content of *Lycium ruthenicum* under salt-drought intercross stress

2.4 外源水杨酸对盐旱交叉胁迫下黑果枸杞叶片丙二醛含量的影响

丙二醛（MDA）是膜质过氧化产物，可表征植物细胞膜的受损程度。由图 4 可知，随着 NaCl 与干旱胁迫程度的增加，盐旱胁迫 28 d 后黑果枸杞叶片 MDA 含量迅速升高，且胁迫程度越高 MDA 积累量增幅越大，说明不同程度盐旱胁迫导致黑果枸杞叶片膜脂不同程度的过氧化，以上结果说明 NaCl 和干旱交叉胁迫下过量积累的自由基引发了膜脂过氧化作用，对黑果枸杞叶片细胞膜产生了一定的伤害作用，且重度胁迫的伤害最大，说明重度的 NaCl 和干旱胁迫对黑果枸杞叶片细胞膜造成了不可逆的损伤。外源施用 SA 处理下 MDA 含量相较于 CK 有所降低，因此得出，随着胁迫程度的加深，MDA 含量大幅增加，而适宜浓度 SA 处理可以降低 NaCl 与干旱胁迫下黑果枸杞叶片 MDA 含量，且浓度 0.5 mmol·L^{-1} 的水杨酸处理 MDA 含量量相比较 CK、0.1 mmol·L^{-1} 积累较少，可有效增强黑果枸杞的抗盐耐旱性。双因素方差分析表明，盐旱胁迫以及外源施用 SA 处理对 MDA 含量有显著影响。

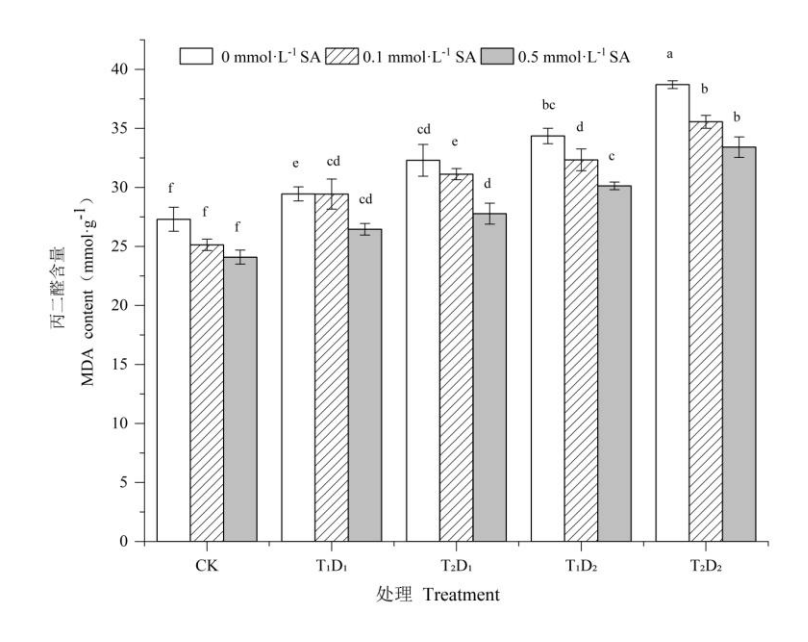


图 4 外源水杨酸对盐旱交叉胁迫下黑果枸杞丙二醛含量的影响

Fig.4 Effects of exogenous SA on the MDA content of *Lycium ruthenicum* under salt-drought intercross stress

2.5 外源水杨酸对盐旱交叉胁迫下黑果枸杞叶片 CAT 活性的影响

CAT 是一种植物膜保护系统酶，在植物防御环境胁迫时可清除体内积累的过氧化氢，减缓逆境胁迫造成的伤害。由图 5 可知，NaCl 与干旱胁迫下 CAT 活性均有一定幅度的上升，表明黑果枸杞在遭受胁迫下可能通过增强 CAT 活性抵御非生物胁迫；外源施用 0.1 、0.5 mmol·L^{-1} 的水杨酸相较于 CK 可提升 CAT 活性，增幅分别为 0.5%/6%、7.7%/3.0%、6.2%/12.3%、5.2%/10.4%、13.5%/57.8%，对比之下浓度 0.5 mmol·L^{-1}SA 的处理效果明显优于 0.1 mmol·L^{-1}，同一胁迫下以 T_2D_2 为例，重度胁迫下对黑果枸杞叶片膜透性伤害较大从而导致 CAT 活性大幅下降，但浓度 0.5 mmol·L^{-1} 的水杨酸可有效增强 CAT 活性，减轻 NaCl 与干旱胁迫引起的损伤。双因素方差分析显示，盐旱处理及盐旱与外源 SA 互作处理对黑果枸杞叶片 CAT 活性有极显著影响。

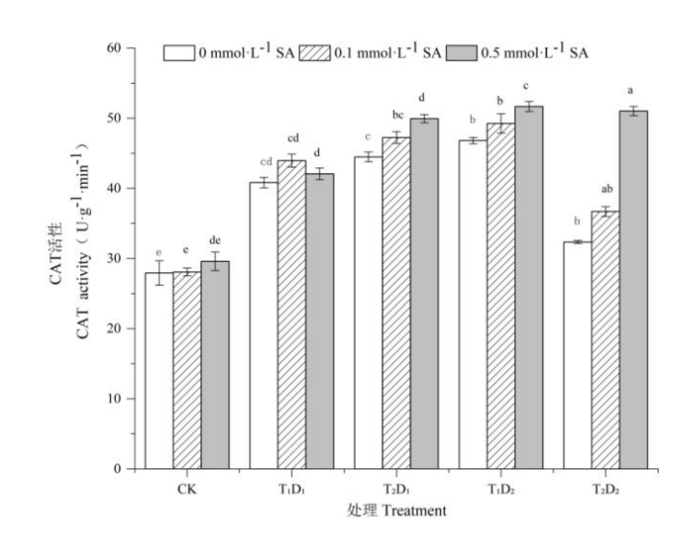


图 5 外源水杨酸对盐旱交叉胁迫下黑果枸杞过氧化氢酶活性的影响

Fig.5 Effects of exogenous SA on the CAT activity of *Lycium ruthenicum* under salt-drought intercross stress

2.6 外源水杨酸对盐旱交叉胁迫下黑果枸杞叶片 POD 活性的影响

由图 6 可知，NaCl 与干旱胁迫 28 d 后，黑果枸杞叶片过氧化物酶活性呈现小幅度的增加；外源施用浓度 0.1、0.5 mmol·L^{-1}SA 较 CK 可提升 POD 活性，增幅分别为 3.0%/6.1%、16.2%/16.9%、27.1%/34.5%、34.9%/38.2%、41.6%/53.8%，对比之下浓度 0.5 mmol·L^{-1} 水杨酸增强 POD 活性效果最优。整体看出轻度 NaCl 与干旱胁迫下黑果枸杞叶片 POD 活性变化程度不大，这说明黑果枸杞可以抵御轻度胁迫；同一重度胁迫外源水杨酸处理下黑果枸杞 POD 活性增幅较大，黑果枸杞叶片过氧化物酶活性上升增强抗逆性。双因素方差分析表明，盐旱胁迫及盐旱胁迫与 SA 互作对 POD 活性有显著影响，单独施用 SA 对黑果枸杞 POD 活性无影响。

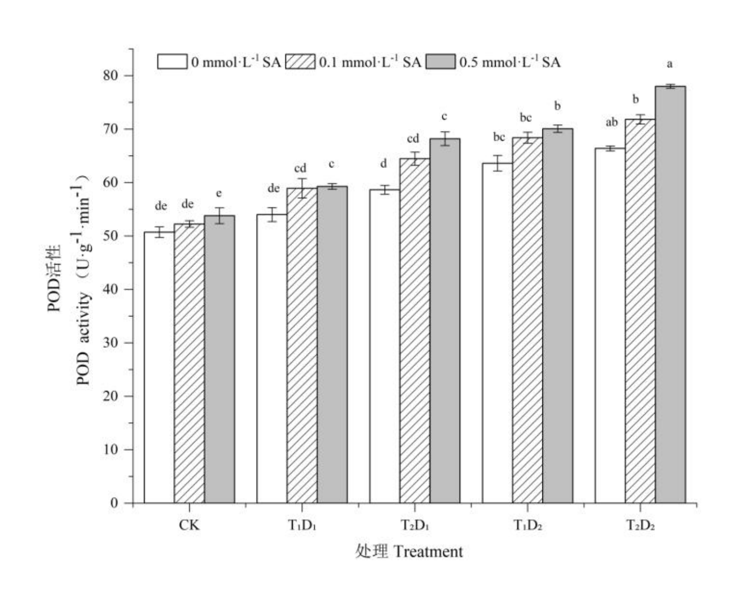


图 6 外源水杨酸对盐旱交叉胁迫下黑果枸杞过氧化物酶活性的影响

Fig.6 Effects of exogenous SA on the POD activity of *Lycium ruthenicum* under salt-drought intercross stress

2.7 外源水杨酸对盐旱交叉胁迫下黑果枸杞叶片 SOD 活性的影响

由图 7 可知，随着 NaCl 与干旱胁迫加强，无外源水杨酸处理下，随着胁迫程度的增强黑果枸杞叶片 SOD 活性表现为先升高后降低趋势；外源水杨酸处理后，各组黑果枸杞叶片 SOD 呈现上升趋势，浓度 0.1、0.5 mmol·L^{-1} 水杨酸处理下 SOD 活性较 CK 升高，增幅分别为 2.8%/6.1%、14.0%/17.0%、19.6%/19.5%、22.6%/24.5%、22.5%/25.8%。适宜浓度的水杨酸在交叉胁迫下可提高黑果枸杞 SOD 活性，降低双重胁迫对黑果枸杞造成的伤害，增强其抗逆性。双因素方差分析，除盐旱胁迫下，外源施用 SA 及 SA 与盐旱互作对黑果枸杞叶片 SOD 活性无显著影响，盐旱胁迫对其活性具有极显著影响。

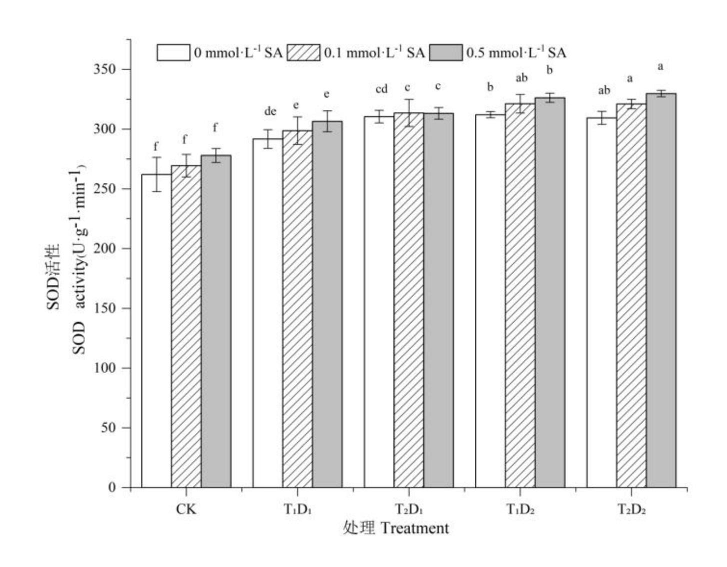


图 7 外源水杨酸对盐旱交叉胁迫下黑果枸杞超氧化物歧化酶活性的影响

Fig.7 Effects of exogenous SA on the SOD activity of *Lycium ruthenicum* under salt-drought intercross stress

3 讨论与结论

在前期种子萌发试验中，轻度交叉胁迫时黑果枸杞种子萌发情况良好，随着胁迫程度的增加，其萌发能力随之降低，干旱和盐是限制黑果枸杞种子萌发的重要因子。该研究中，一定程度的 NaCl 与干旱双重胁迫会使黑果枸杞叶内可溶性糖、可溶性蛋白质、脯氨酸等含量增加。植物遭受逆境胁迫时可溶性糖是主要的渗透调节物质，对稳定细胞膜、原生质胶体有一定作用，植物积累的可溶性糖越多，证明其抗逆性越强（李捷等，2019）。NaCl 与干旱交叉胁迫下黑果枸杞叶片可溶性糖含量增加最为显著（$P<0.05$），说明在渗透调节中可溶性糖有较大贡献。随着胁迫程度的加剧，黑果枸杞叶内可溶性蛋白含量逐渐上升且重度胁迫下最显著，整体趋势为先升后降，可能是与其降解速率有关，这与银沙槐（*Ammodendron argenteum*）在盐旱胁迫下可溶性糖、可溶性蛋白含量变化一致（庄伟伟等，2010）。轻度胁迫下，黑果枸杞叶内脯氨酸含量有一定程度升高，随着胁迫程度的加剧，各处理组脯氨酸含量均升高、增幅逐渐增大，这与皂角（*Gleditsia sinensis*）、君迁子（*Diospyros lotus*）等植物盐旱交叉胁迫下脯氨酸含量变化的研究结果一致（孔艳菊，2007），轻度逆境胁迫下黑果枸杞叶片可溶性糖、脯氨酸含量呈上升趋势，渗透物质不断积累，增强渗透调节能力，使叶片伤害率保持在一个较低水平，植株生长较良好，但膜脂过氧化产物 MDA 含量随着胁迫程度的加剧大量积累，MDA 是一类脂质过氧化物的主要产物，会破坏生物膜的结构与功能，MDA 含量可作为反映出膜损伤的程度（Ahmad et al., 2015）。植物细胞产生的自由基具有一定伤害作用，保护酶系统的活力和平衡受到破坏，使活性氧累积，启动并加剧膜脂过氧化而造成整体膜的损伤，清除自由基主要通过膜系统一系列保护酶完成，如过氧化氢酶（CAT）、过氧化物酶（POD）、超氧化物歧化酶（SOD）等，可作为自由基清除剂。

魏海霞（2006）通过研究发现，在盐旱交叉胁迫下，皂角幼苗 POD 和 SOD 活性随胁迫时间的延长表现为先升后降。该研究结果显示，不同程度盐旱交叉胁迫下，黑果枸杞 CAT、POD 和 SOD 活性的变化规律不同。分别在轻度盐旱（T_1D_1）、重盐轻旱（T_2D_1）、轻盐重旱（T_1D_2）处理下 CAT、SOD 活性不断升高，重度盐旱（T_2D_2）处理下呈现先升高再降低

的趋势；POD 活性表现为随着盐浓度梯度增加，T_1D_1、T_2D_1 处理下不断升高，干旱程度加剧 T_1D_2、T_2D_2 处理下先升后降；随着盐旱程度加深，抗氧化酶保护系统遭到破坏，导致酶活性进一步降低，对黑果枸杞叶片细胞膜伤害较大，限制植物生长发育。

水杨酸（SA）是简单的酚酸类物质，是一种植物内源激素。非生物胁迫下，水杨酸可促进渗透调节物质的积累（杨婷等，2018；Wang et al., 2020）。通过对盐旱胁迫下的黑果枸杞喷施外源水杨酸，适宜浓度的外源水杨酸可以缓解盐旱胁迫带给植物的伤害。本研究中 0.1、0.5 mmol·L^{-1} 外源水杨酸均可以提高盐旱胁迫下黑果枸杞可溶性糖、可溶性蛋白以及脯氨酸含量，促进渗透调节物质的积累，其中 0.5 mmol·L^{-1} 水杨酸的喷施下，可溶性糖、可溶性蛋白以及脯氨酸含量的积累较于 0.1 mmol·L^{-1} 水杨酸的处理更显著。外源喷施水杨酸处理黑果枸杞可降低 MDA 含量，减轻膜伤害，结果显示 0.5 mmol·L^{-1} 水杨酸的喷施下降低 MDA 含量结果最显著，其内在机理尚需进一步分析探讨。

轻度盐旱胁迫下黑果枸杞具有一定的耐逆性，但长期重度胁迫会导致抗氧化酶活性降低，膜脂过氧化程度加深，导致膜系统受损程度加剧，因此重度胁迫下 CAT、POD、SOD 活性呈现为先增后减的趋势。本研究结果也说明适宜浓度的水杨酸能提高不同程度盐旱胁迫下黑果枸杞幼苗渗透调节物质的含量以及抗氧化酶的活性，外源水杨酸有利于缓解胁迫引起的膜脂过氧化伤害，以期适应盐旱等逆境胁迫。

此外，该研究对所有测定指标做方差分析发现，盐旱处理下所有生理指标均呈现极显著差异，在外源 SA 与盐旱胁迫二者的互作下，几乎全部指标均达显著差异，可溶性糖、可溶性蛋白质、CAT 活性达极显著差异；在单独外源 SA 处理下有可溶性糖、MDA 含量达显著差异，其余指标均不显著，说明上述指标可作为测定、衡量 SA 缓解作物盐旱胁迫的特征生理参数。

综上所述，NaCl 与干旱交叉胁迫下黑果枸杞幼苗在抵御盐旱逆境胁迫时可调节自身渗透调节物质和抗氧化酶活性，外源施用 SA 可通过增强可溶性糖、可溶性蛋白等抗性相关物质含量及 CAT、POD、SOD 等抗氧化酶活性来降低黑果枸杞幼苗活性氧水平，最终降低叶内 MDA 含量，缓解干旱与 NaCl 胁迫对黑果枸杞的膜脂过氧化伤害，显示出黑果枸杞幼苗在盐旱逆境下对外源水杨酸的生理响应，促进盐旱双重逆境下黑果枸杞的生长，以利于黑果枸杞更好地抵御干旱。

致　谢 感谢新疆师范大学“十三五”校级重点学科生物学学科的资助。该文在研究中得到新疆师范大学沙漠藻研究院的大力支持和帮助，在此表示衷心的感谢。

参考文献：

AROR A, SAIRAM RK, SRIVASTAVA GC, 2002. Oxidative stress and antioxidative system in plants[J]. Current Sci, 82(10): 1227-1238.

BRADFORD MM, 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding[J]. Anal Biochem, 72(S1/S2): 248-254.

CAO YL, LU YR, LIU HY, et al., 2017. Effect of soaking seeds with salicylic acid on aerialgrowth and physiological characteristics of *Brassica chinensis* L. seedling under salt stress[J]. N Hortic, (21): 1-6. [曹艳玲，卢艳如，刘海燕，等，2017. 外源 SA 浸种对盐胁迫下小油菜幼苗地上部生长及生理特性的影响[J]. 北方园艺，（21）：1-6.]

CHEN JH, ZHANG DZ, ZHANG C, et al., 2017. Physiological characterization, transcriptomic profiling, and microsatellite marker mining of *Lycium ruthenicum*[J]. J Zhejiang Univ-Sci B, 18(11): 1002-1021.

FU NX, HE MR, ZHUGE YP, et al., 2019. Effects and mechanisms of exogenous SA alleviating

the growth of winter wheat seedlings under salt stress[J]. J Chin Agric Univ, 24(3): 10-17. [付乃鑫，贺明荣，诸葛玉平，等，2019. 外源 SA 对盐胁迫下冬小麦幼苗生长的缓解效应及其机理[J]. 中国农业大学学报，24（3）：10-17.]

GAO JF, 2006. Plant physiology experiment instruction[M]. Beijing: Higher Education Press: 142-211. [高俊凤，2006. 植物生理学试验指导[M]. 北京：高等教育出版社：142-211.]

GUO YY, YU HY, KONG DS, et al., 2017. Response of seed germination of *Lycium ruthenicum* to PEG-simulated drought stress[J]. Bull Water Conserv, 37(5): 98-102. [郭有燕，余宏远，孔东升，等，2017. 黑果枸杞种子萌发对 PEG 模拟干旱胁迫的响应[J]. 水土保持通报，37（5）：98-102.]

HAO Z, 2019. Effect of salicylic acid on seed germination of *Lycium ruthenicum* under differentsalt stress[J]. Guizhou Agric Sci, 47(3): 101-104. [郝 转，2019. 水杨酸对盐胁迫黑果枸杞种子萌发的影响[J]. 贵州农业科学，47（3）：101-104.]

HSIAO TC, 1973. Physiological effects of plant in response to water stress[J]. Plant Physiol, 24: 519-570.

KONG YJ, 2007. Responses of the seedlings of *Gleditsia sinensis* Lam., *Diospyros lotus* L. and *Cercis chinensis* Bunge to salt-drought intercross stresses[D]. Tai'an: Shandong Agricultural University. [孔艳菊，2007. 皂角、君迁子和紫荆苗木对盐旱交叉胁迫反应的研究[D]. 泰安：山东农业大学.]

KE J, LI J, LI YJ, 2016. Physiological responses of *Lycium ruthenicum* seedlings on exogenous salicylic acid under the drought stress[J]. J Plant Physiol, 52(4): 497-504. [可 静，李 进，李永洁，2016. 干旱胁迫下黑果枸杞幼苗对外源水杨酸的生理响应[J]. 植物生理学报，52（4）：497-504.]

KE J, LI J, LÜ HY, et al., 2017. Change of stomatal aperture and ultrastructure on *Lycium ruthenicum* Murr. leaves under different conditions[J]. Arid Zone Res, 34(6): 1362-1370. [可 静，李 进，吕海英，等，2017. 不同条件下黑果枸杞叶片气孔开度和超微结构的变化[J]. 干旱区研究，34（6）：1362-1370.]

LI J, CUI YT, BAI YW, et al., 2019. Physiological response and drought resistance evaluation of two kinds wolfberries on drought stress[J]. J Gansu Agric Univ, 54(5): 79-87. [李 捷，崔永涛，柏延文，等，2019. 两种枸杞对干旱胁迫的生理响应及抗旱性评价[J]. 甘肃农业大学学报，54（5）：79-87.]

LI J, LI SZ, FENG W, et al., 2010. *In vitro* antioxidant and free radical scavenging activities of total flavonoids from the leaves of *Lycium ruthenicum* Murr[J]. Food Sci, 31(13): 259-262. [李 进，李淑珍，冯文，等，2010. 黑果枸杞叶总黄酮的体外抗氧化活性研究[J]. 食品科学，31（13）：259-262.]

LI YJ, LI J, LÜ HY, et al., 2014. Effects of seed soaking with different concentrations of salicylic acid on the germination of *Lycium ruthenicum* Murr. seeds under salt-drought intercross stress[J]. Seed, 33(8): 34-38. [李永洁，李进，吕海英，等，2014. 不同浓度水杨酸(SA)浸种对盐旱交叉胁迫下黑果枸杞种子萌发的影响[J]. 种子，33(8)：34-38.]

LUO J, PENG F, WANG T, et al., 2017. Responses of seed germination and seeding growth of halophytes *Lycium ruthenicum* to salt stress[J]. J Desert Res, 37(2): 261-267. [罗君，彭飞，王涛，等，2017. 黑果枸杞(*Lycium ruthenicum*)种子萌发及幼苗生长对盐胁迫的响应[J]. 中国沙漠，37（2）：261-267.]

PARVAIZ A, ABEER H, FATHI A, et al., 2015. Role of *Trichoderma harzianum* in mitigating NaCl stress in Indian mustard (*Brassica juncea* L.) through antioxidative defense system[J]. Frontiers in Plant Science, 6: 868.

PETRUSA LM, WINICOV I, 1997. Proline status in salt tolerant and salt sensitive alfalfacellines and plants in response to NaCl[J]. Plant Physiol Biochem, 35(4): 303-310.

TIWARI P, INDOLIYA Y, CHAUHAN AS, et al., 2020. Auxin-salicylic acid cross-talk ameliorates OsMYBR1 mediated defense towards heavy metal, drought and fungal stress[J]. J Hazard Mater, 399.

WANG EJ, LI SJ, HAN DH, et al., 2014. Effect of neutral and alkaline salt stresses on germination and seedling growth of *Lycium ruthenicum*[J]. Agric Res Arid Area, 32(6): 64-69. [王恩军，李善家，韩多红，等，2014. 中性盐和碱性盐胁迫对黑果枸杞种子萌发及幼苗生长的影响[J].干旱地区农业研究，32（6）：64-69.]

WANG SP, ZHOU YH, LUO W, et al., 2020. Primary metabolites analysis of induced citrus fruit disease resistance upon treatment with oligochitosan, salicylic acid and *Pichia membranaefaciens*[J]. Biological Control, 148:104289.

WANG XK, 2000. Principle and technology of plant physiology and biochemistry[M]. Beijing: Higher Education Press: 202-204; 278-279; 118-119. [王学奎，2000. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京：高等教育出版社：202-204；278-279；118-119.]

WEI HX, 2006. Responses of the seedlings of *Gleditsia sinensis* Lam. to salt, drought and their intercross stresses[D]. Tai’an: Shandong Agricultural University. [魏海霞，2006. 皂角苗期对盐、旱及其交叉胁迫反应的研究[D]. 泰安：山东农业大学.]

YANG T, KONG CY, YANG LY, et al., 2018. Effect of Exogenous salicylic acid on the metabolism of proline in *Jatropha curcas* seedlings under stress[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 38(6): 1080-1087. [杨婷，孔春燕，杨利云，等，2018. 外源水杨酸对盐胁迫下小桐子幼苗脯氨酸代谢的影响[J]. 西北植物学报，38（6）：1080-1087.]

ZHANG WW, LI J, CAO MH, et al., 2010. Changes of osmotic adjusting substances in leaves of *Ammodendron argenteum* seedlings under salt and drought stress[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 30(10): 2010-2015. [庄伟伟，李进，曹满航，等，2010. NaCl 与干旱胁迫对银沙槐幼苗渗透调节物质含量的影响[J]. 西北植物学报，30（10）：2010-2015.]